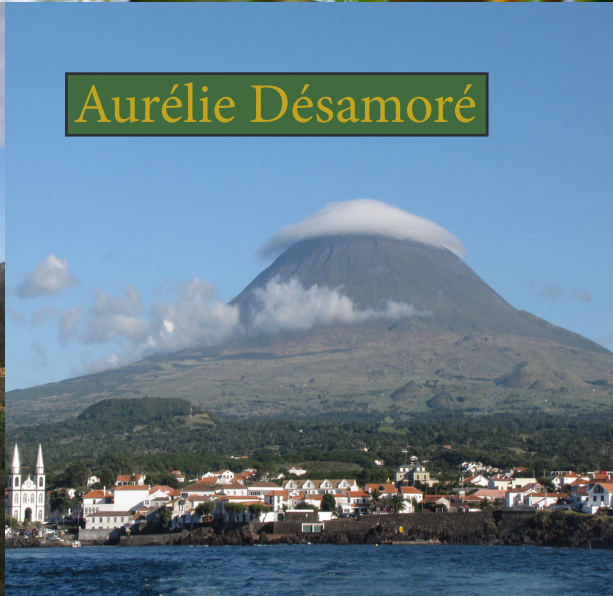




# Hiding for surviving? Quaternary evolutionary history of bryophytes in Europe



Aurélie Désamoré



Université de Liège  
Faculté des Sciences  
Département de Biologie de l'évolution et de la conservation

*Hiding for surviving? Quaternary evolutionary history of  
bryophytes in Europe*

Aurélie Désamoré

Thèse présentée afin d'obtenir le grade de docteur en Sciences biologiques  
de l'Université de Liège.

Promoteur : Alain Vanderpoorten

Année 2013

**Cover illustrations from up-right to bottom-right:**

a & b. Mediterranean bryophytes patches in Greece. Photo: A.Désamuré

c. *Plagiomnium undulatum* under glacial conditions in Scotland. Photo: B.Laenen

d. Mediterranean landscape in Creta. Photo: A.Désamuré

e. Pico island, Azores. Photo: A.Désamuré

f. Atlantic coast at the Isle of Skye. Photo: B.Laenen

*"... in most cases, we don't live long enough to watch evolution happening before our eyes, we shall revisit the metaphor of the detective coming upon the scene of a crime after the event and making inferences."*

*Richard Dawkins*

*"There was something magical about an island - the mere word suggested fantasy. You lost touch with the world - an island was a world of its own. A world, perhaps, from which you might never return."*

*Agatha Christie*

## Summary

Quaternary climatic fluctuations have played a major role in the biogeographic history of Europe. Two major hypotheses, namely the Southern Refugium Hypothesis (SRH) and the Northern Refugium Hypothesis (NRH), have been proposed to explain post-glacial recolonization patterns. Bryophytes, a group of about 20,000 species of mosses, liverworts, and hornworts, are ideal candidates to investigate the role of climate change on species distributions and test competing refugium hypotheses because of their poikilohydry, extreme sensitivity to moderately warm temperatures and high dispersal ability.

Using a combined approach of molecular phylogeography and Species Distribution Models, I addressed in the present thesis the following questions:

1. Does the concept of refugia apply to bryophytes? If so, do their patterns of genetic structure and diversity conform to the SRH or the NRH? Did bryophyte species experience dispersal limitations during their post-glacial recovery or did their dispersal potential erase any signature of historical signal on the spatial patterns of genetic variation?
2. To what extent did island bryophytes lose dispersal power and to what extent does this challenge the potential role of islands as glacial refugia?
3. What are the biogeographic and evolutionary consequences of bryophyte post-glacial dispersal limitations and Quaternary history for:
  - 3.1. The definition of biogeographic regions from bryophyte species assemblages in Europe.
  - 3.2. The taxonomy of bryophyte species in geographically isolated areas.
  - 3.3. The fate of temperate European bryophytes in the current context of climate change.

Molecular phylogeographic investigation in ten moss species largely distributed in Europe points to fast rates of post-glacial recolonization. Consequently, and although the accumulation of genetic diversity in Mediterranean populations points to their long-term persistence within a stable environment, emphasizing the importance of the Mediterranean as a reservoir for plant evolution, the erosion of the phylogeographical signal in temperate European bryophytes challenges the possibility to contrast the SRH and the NRH in the group. In contrast to angiosperms, wherein the main structure in patterns of genetic divergence follows a north-south gradient, the main divergence globally observed among populations of bryophytes showed an east-west genetic divergence. This indicates that the bryophyte and angiosperm European floras experienced different Quaternary histories due to their substantially different dispersal capacities and points to the potential role of trans-Atlantic migrations in shaping current patterns of genetic variation in western European bryophytes.

Dispersal limitations were evidenced in island populations of the liverwort *Radula lindenbergiana*, supporting the notion that island species lose dispersal power. Haplotypic diversity in continental Europe was, however, shown to originate from at least two events of back-colonization from Macaronesia, where the species exhibits its highest genetic diversity. This emphasizes the major role of islands as source of biodiversity for the postglacial recolonization of Europe in vagile organisms like bryophytes.

The high dispersal capacities globally displayed by temperate moss species in their post-glacial recolonization patterns have three major consequences:

First, the high dispersal capacities of the group affects the definition of biogeographic regions based on species distribution analyses as compared to other organisms and challenges the idea that a single biogeographical scheme for Europe may emerge. In particular, the optimal number of clusters ( $k=3-6$ ) retained for bryophytes was substantially lower than the optimal  $k$  value of 12 obtained for the analysis of vascular plant distributions. In fact, the wide-scale distribution patterns of bryophyte species preclude the recognition of smaller, nested biogeographic regions revealed by analyses of taxa with lower mobility, and hence, higher 'degree of resolution'.

Second, one of the major assumed consequences of the high dispersal capacities of bryophytes is that they display extremely low rates of endemism. This interpretation is, however, at odds with the significant phylogeographical signal observed in patterns of genetic variation between the Mediterranean, Macaronesia, and the remaining of Europe in some temperate moss species. The accumulation of private mutations in insular and Mediterranean lineages suggests that actual patterns of endemic speciation might not be correctly captured by present taxonomical knowledge. In fact, a re-interpretation of morphological variation in the moss species *Homalothecium sericeum* in light of patterns of molecular variation revealed the existence of three species. Gametophytic traits alone do not, however, allow for a complete confidence in species identification, prompting the designation of easy DNA barcodes for fast and inexpensive determination of specimens in routine. The three species exhibit distinct, albeit slightly overlapping geographic ranges. The restricted distributions of the segregate species within *H. sericeum* s.l. thus reinforce the notion that many disjunctions typically observed in moss distribution ranges are due to taxonomic shortcomings and call for the necessity of substantial taxonomic revisions of previously broadly defined bryophyte species.

Third, the efficient dispersal ability of bryophytes during their post-glacial recolonization, coupled with their poikilohydry and extreme sensitivity to moderately warm temperatures, suggest that bryophyte distributions will quickly vary in the current context of climate change. The model for the *H. sericeum*'s future species range suggests that the distribution area will increase, especially towards northeastern areas. A relative loss was predicted to occur mainly in the southern part of the current range. Given the locally important contribution of large carpets of terrestrial pleurocarpous moss species to the biomass of Mediterranean forests, these changes will potentially have severe functional consequences in terms of water storage, nutrient cycling, and availability of microhabitats for other organisms.

## Résumé

Les fluctuations climatiques du Quaternaire ont joué un rôle majeur dans l'histoire biogéographique de l'Europe. Deux hypothèses majeures, connues sous le nom d'« hypothèse des refuges méridionaux » et « hypothèse des refuges nordiques », ont été proposées pour expliquer les patrons de recolonisation post-glaciaire. Les bryophytes, ce groupe composé d'environ 20 000 espèces de mousses, hépatiques et anthocérotes présentant des caractéristiques écologiques particulières telles que la poïkilohydrie, l'extrême sensibilité aux températures élevées et leur grande capacité de dispersion, sont des candidates idéales pour étudier le rôle des changements climatiques sur leur distribution ainsi que pour confronter ces deux hypothèses de refuges.

L'utilisation d'une approche combinée de phylogéographie moléculaire et de modèles de distributions d'espèces (SDM) m'a permis de traiter les questions suivantes dans cette thèse :

1. Est-ce que le concept de refuge s'applique chez les bryophytes ? Si oui, est-ce que les patrons de structures génétiques et de diversité se conforment aux hypothèses de « refuges méridionaux ou nordiques » ? Est-ce que les bryophytes ont souffert d'une limitation de leur capacité de dispersion lors de leur recolonisation post-glaciaire ou leur haut potentiel dispersif a-t-il effacé le signal historique des patrons de recolonisation ?
2. Jusqu'à quel point les bryophytes ont-elles souffert d'une perte de capacité de dispersion et de quelle manière cela a-t-il eu un impact sur le rôle des îles comme refuges glaciaires ?
3. Quelles sont les conséquences biogéographiques et évolutives de la dispersion post-glaciaire chez les bryophytes, en particulier pour :
  - 3.1. La définition de régions biogéographiques chez les assemblages de mousses en Europe
  - 3.2. La taxonomie des bryophytes dans les régions géographiquement isolées
  - 3.3. Le sort des mousses tempérées européennes dans le cadre des changements climatiques futurs

L'étude phylogéographique de dix espèces de mousses largement réparties en Europe oriente vers l'identification d'une rapide recolonisation post-glaciaire. En conséquence, même si les plus hauts taux de diversité génétique sont principalement retrouvés dans les populations méditerranéennes, pointant vers une persistance à long-terme dans un environnement stable, ce qui marque l'importance de la Méditerranée comme refuge de diversité essentiel pour l'évolution des plantes, l'érosion du signal phylogéographique chez les mousses tempérées européennes entrave la possibilité de discriminer les deux hypothèses de refuges dans ce groupe. À l'inverse des angiospermes, où les patrons de structures génétiques suivent un gradient nord-sud, les bryophytes présentent une barrière aux flux de gènes entre l'est et l'ouest. Ce résultat montre que les capacités de dispersion différentes des flores bryophytiques et angiospermiques ont engendré des histoires post-glaciaires différentes dans les deux groupes. Ceci suggère l'existence d'un rôle important des migrations trans-atlantiques dans les schémas de variations génétiques retrouvés chez les bryophytes de la région atlantique.

L'identification d'une perte de dispersabilité en Macaronésie chez l'hépatique *Radula lindenbergiana* conforte l'idée d'une perte de dispersabilité chez les espèces insulaires. Cependant, la diversité haplotypique actuelle présente en Europe continentale provient d'au moins deux événements de recolonisation à partir de la Macaronésie, soulignant le rôle majeur des îles comme source de diversité pour la recolonisation post-glaciaire des mousses en Europe.

La grande capacité dispersive des bryophytes, identifiée en particulier dans les patrons de recolonisation des mousses tempérées, a trois conséquences principales :

Premièrement, la définition des régions biogéographiques, basée sur des analyses de distribution d'espèces, a été affectée par la grande capacité de dispersion des bryophytes en comparaison d'autres organismes et remet en cause l'idée qu'un patron biogéographique global pour l'Europe existerait. En effet le nombre de clusters, interprétés comme des régions, (3-6) découverts lors de l'analyse de la bryoflore Européenne est beaucoup plus faible que celui obtenu lors de l'analyse de distribution d'angiospermes (12). En effet, la large distribution géographique des bryophytes gomme la possibilité d'identifier de plus petites régions biogéographiques emboîtées, qui ont par contre été révélées lors de l'analyse de taxa moins mobiles et présentant plus de structure géographique.

Deuxièmement, une des plus grandes conséquences supposée de l'importante capacité de dispersion des bryophytes est la présence d'un taux d'endémisme très faible dans ce groupe. Cette interprétation est cependant en opposition avec le signal phylogéographique observé dans les patrons de variation génétique entre la Méditerranée, la Macaronésie et le reste de l'Europe pour certaines mousses tempérées. L'accumulation de singletons dans les lignées insulaires et méditerranéennes suggère que les patrons actuels de spéciation endémique ne sont pas bien connus, ni révélés par la taxonomie actuelle. En effet, la réinterprétation de la morphologie suite à la découverte de lignées moléculaires chez la mousse *Homalothecium sericeum* a permis de révéler l'existence de trois espèces différentes. Cependant, les traits propres au gamétophyte ne peuvent pas seuls identifier avec évidence ces dernières, impliquant la nécessité de désigner des barcodes dans l'ADN qui permettent d'identifier rapidement, en routine, et pour un faible coût les spécimens. Les trois espèces présentent des aires de répartitions différentes bien que légèrement superposées, ce qui renforce l'idée que les disjonctions géographiques des mousses sont associées à des divergences morphologiques non encore identifiées, imposant une révision de la taxonomie, en particulier, d'espèces largement répandues.

Troisièmement, l'habilité dispersive des bryophytes lors de leur recolonisation post-glaciaire couplée à leur poïkilohydrie et leur sensibilité aux températures élevées, suggère que leur distribution géographique pourrait varier drastiquement dans un contexte de changements climatiques futurs. L'étude des aires de distributions potentielles futures chez la mousse *Homalothecium sericeum* a montré que sa répartition géographique va augmenter vers le nord-est mais diminuer dans le sud. Des changements importants dans la composition des flores de mousses tempérées du sud de l'Europe sont donc attendus. Etant donnée l'importance locale de ces larges tapis de mousses pleurocarpes pour la biomasse des forêts méditerranéennes, ces futurs changements auront potentiellement des conséquences sévères en terme de stockage d'eau, de cycle biogéochimiques et de disponibilités de micro-habitats pour de nombreux organismes.



## Acknowledgments

First I would like to thank my supervisor Alain Vanderpoorten for his help, support and encouragements during those four years.

Then I would like to thank Michael Stech for his warm welcome in his lab in Leiden University for the EDIT and Synthesys projects.

I would like to thank Jesus Muñoz for his welcome in the Botanical Garden in Madrid during my Synthesys stay and his help with the SDM. David Long, Laura Forrest and David Bell for their welcome in the Edinburgh Botanical Garden and their help during my stay with the Synthesys grant.

I thank S. McDaniel for my 4 months stay in the University of Florida.

I also thank all the herbarium curators and researchers who sent me many specimens. In particular, B. Papp, K. Vellak, J. Kucera, L. Hedenas, A. Sotiaux, S. Huttunen, D. Long, M. Stech, D. Quandt, B. Shaw (DUKE), J-M Gonzalez-Mancebo, J. Patiño, M. Philippe, H. Zeichmeister, B. Allen (MO), B. Mishler (CA), B. Buck (NY), Meise Botanical Garden, J. Muñoz, L. Forrest, M. Ignatov & E. Ignatova, C. Real Rodríguez, D. Bell.

Then I would like to thank people that I met during those four years for the great moments we had: in particular Jairo Patiño, Silvia Calvo, Manuel G. Lopez, David Bell, Ruben Mateo, Virginie Hutsmékers, Laurent Gohy and Florian Zanatta.

Finally, I thank my parents and family and in particular Ben who has always been present for me.

# Contents

Summary - Résumé

Acknowledgments

|                  |   |    |
|------------------|---|----|
| <b>Chapter 1</b> | <i>General introduction</i>   | 11 |
| <b>Chapter 2</b> | <i>The Quaternary history of the temperate European bryophyte flora</i>   | 17 |
| <b>Chapter 3</b> | <i>Macaronesia : a source of hidden genetic diversity for post-glacial recolonization of western Europe in the leafy liverwort <i>Radula lindenbergiana</i></i> | 31 |
| <b>Chapter 4</b> | <i>Modeling species distributions from heterogeneous data for the biogeographic regionalization of the European bryophyte flora</i>                             | 41 |
| <b>Chapter 5</b> | <i>Three species for the price of one within the moss <i>Homalothecium sericeum</i> s.l.</i>  | 53 |
| <b>Chapter 6</b> | <i>How do temperate bryophytes face the challenge of a changing environment? Lessons from the past and predictions for the future</i>                           | 67 |
| <b>Chapter 7</b> | <i>General discussion</i>   | 78 |

List of Publications